

*А. П. Дьяченко***НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ МХОВ**

Тип Bryophyta, находящийся на границе высших и низших растений, оказался в значительной мере обойденным вниманием фитофизиологов.

Подробного изучения требуют такие вопросы физиологии и биохимии мхов, как зимняя жизнедеятельность, способность переносить сильный водный дефицит и высокие температуры, морфофизиологическая пластичность, взаимоотношение мхов с семенными растениями.

Одной из малоизученных сторон в физиологии мхов является их зимняя жизнедеятельность. Исследователями затронуты лишь немногие, произвольно выбранные воды. Способность некоторых мхов к фотосинтезу при отрицательных температурах, видимо, реальна. На это указывают измерения их газообмена (Rastorfer, Higinbotham, 1968; Atanasiu, 1971). В оценке нижней температурной границы для фотосинтеза исследователи расходятся, что, видимо, можно объяснить работой с разными объектами. На производительную работу фотосинтетического аппарата мхов зимой косвенно указывает факт развития репродуктивных органов и спорофитов при температурах ниже нуля. Способность мхов функционировать в столь жестких условиях не имеет общепринятого объяснения. В значительной мере это обусловлено, вероятно, экологическими факторами: сильной инсоляцией в сочетании с темным субстратом, «парничковым эффектом» при подснежном существовании и т. д. (Савич-Любичкая, 1956). Но важную роль в устойчивости может играть и специфика биохимической организации мхов, например, способность противостоять кристаллизации воды внутри клеток. Гёрффи (Györfi, 1952) обнаружил сохранение тканями мхов эластичности даже при температуре воздуха -25°C . После оттепелей мхи часто покрываются ледяной коркой и легко переносят это, хотя образование льда на органах растения провоцирует у многих видов сосудистых растений кристаллизацию воды и внутри органов (Самыгин, 1955). Наблюдения за передвижением хлоропластов и их внутренней перестройкой во время переходных периодов зима \rightleftharpoons лето для мхов отсутствуют. Проти-

воречивы они для других высших растений. На одном и том же объекте одни авторы наблюдали агглютинацию и разрушение хлоропластов (Табенцкий, 1952), другие — только их перемещение и скупивание (Генкель, Барская, 1960).

Температура играет, по-видимому, важную роль в периодичности роста мохообразных (Мопгое, 1965). Извлеченные в любое время зимы из-под снега мхи, перенесенные в благоприятные условия, тут же трогаются в рост и даже начинают закладывать спорогонии (Савич-Любичкая, 1956, со ссылкой на Рюбеля, 1925).

Поразительна способность некоторых мхов переносить водный дефицит. *Grimmia elatior* сохраняет способность к регенерации боковых ветвей после 70 месяцев пребывания в гербарии, а у *Blindia acuta* через 2 месяца еще наблюдается деление верхушечной клетки (Malta, 1921, цит. по Библь, 1965). При этом мхи в течение короткого промежутка времени способны восстанавливать жизнедеятельность. Т. Н. Пустовойтова (1970) объясняет это накоплением у завядающих мхов, в противоположность другим растениям, стимуляторов роста. Засухоустойчивость мхов, по-видимому, закреплена генетически. Ксерофиты (*Madotheca platyphylla*) не теряют этого свойства даже во влажных условиях; мезофиты способны, в зависимости от влажности среды, как к закалке, так и к изнеживанию; гигрофитные мхи (за редким исключением) совершенно не восприимчивы к закалке (Библь, 1965). Исследование особенностей фотосинтетического аппарата у этих трех групп растений представляет очевидный интерес.

Исследование засухоустойчивости мхов обычно переплетается с изучением их устойчивости к экстремально высоким температурам. Засухоустойчивые мхи обладают обычно повышенной сопротивляемостью к морозам и жаре, переносит их наиболее успешно именно в высушенном состоянии (Clausen, 1964). Подсушенный ксерофитный мох *Rhacotritium canescens* может нагреваться в природных условиях солнцем до 70,6°С (Volk, 1931). Выращенный в условиях сухого режима *Pleurochaeta squarrosa* переносил без вреда 30-минутный прогрев при 110°С (Lange, 1955). При этом закалка к засухе, проводимая кратковременным и несильным подсушиванием, увеличивала устойчивость и к температурному воздействию. Мхи способны закаливаться к влиянию температур также и тепловой обработкой, причем скачкообразный характер изменения теплоустойчивости (Антропова, 1971) сближает их с семенными растениями (низшие, как известно, равномерно увеличивают теплоустойчивость при повышении температуры).

К сожалению, изучение воздействия всех трех экстремальных факторов ограничивается определением границ выживаемости растения, фиксируемых чаще всего по способности клеток испытуемых тканей к плазмолизу в гипертонических растворах. Слежение за восстановлением (или прогрессирующей деградацией) физиологических функций, в том числе фотосинтеза, после неблагоприятного воздействия проводится редко.

По отношению к минеральному питанию мхи проявляют большую чувствительность. Особо интересной представляется способность некоторых сфагнов расти на слабом растворе органических веществ (сахароза, левулеза, органические кислоты), обходясь без минеральных солей в среде. Более того, наличие ионов калия, сульфат-иона, фосфат-иона и особенно нитрат-иона и иона натрия подавляет их рост (Улычна, 1954; Touffet, 1970). При этом наблюдается такая картина: на органических растворах сфагнумы имеют ярко-красный цвет и пышно развиваются; на минеральной среде они темно-зеленые и подавленные. При уменьшении концентрации органического вещества в среде и увеличении минеральных солей сфагнумы дают целую гамму переходных цветов и форм (Гетманов, Кузнецова, 1954). Зеленые мхи тоже чутко реагируют на концентрацию ионов в почве, каждый по-своему и на определенный ион (O Toole, Synnot, 1971). По наличию тех или иных мхов или по внешнему виду их популяций и стебельков можно судить о нижней границе влажности воздуха в данной местности, влажности почвы, загрязненности воздуха, плотности сплетения корней вышших растений под дернинкой (Гетманов, Кузнецова, 1954; Ипатов, Аверинцева, 1967; Touffet, 1970; O Toole, Synnot, 1971; Ладыженская, Жукова, 1971; Tixier, 1971). Во всех этих явлениях особую привлекательность имеет отражение вариаций экологической среды через изменчивость структур и функций именно фотосинтетического аппарата.

Все вышеперечисленные стороны физиологии мхов должны изучаться при сочетании полевого и лабораторного экспериментов. Наиболее актуальным представляется изучение фотосинтеза. Именно фотосинтез обуславливает жизнедеятельность развитых зеленых растений, снабжая энергией и субстратом все биохимические системы, включая и дыхание. Тесная взаимосвязь фотосинтеза со всем метаболизмом обеспечивает его тонкое реагирование как на воздействие физических факторов внешней среды, так и на изменения внутреннего состояния организма, обусловленные деятельностью ядерного и пластидного геномов.

Напротив, произвольно меняя факторы внешней среды, мы можем целенаправленно воздействовать на фотосинтез, заставляя организм переходить на новый уровень состояния. Это сопровождается соответствующей перебалансировкой отдельных биохимических циклов и линейных путей относительно друг друга.

Прежде всего необходимо определить качественный состав продуктов фотосинтеза и количественную динамику перемещения метки по основным путям фотосинтеза. Такие данные необходимы как основа для изучения энергетики фотосинтеза и биохимизма его конкретных реакций.

Большое внимание следует уделить изучению фотосинтеза в естественных условиях местообитания. Такие исследования дадут возможность выяснить искомые закономерности, избегая лишнего груза ошибок, так как мхи способны нормально функционировать

лишь в составе обширного сообщества и весьма чувствительны к загрязнению воздуха (Антропова, 1971).

Полевые исследования должны включать анализ фотосинтетической активности мхов в типичных экологических режимах: верховые и низовые болота, открытые сухие места, открытые места с высокой влажностью, водоемы. Особое внимание следует обратить на фотосинтетические особенности у мхов, предпочитающих различные субстраты — эпифитов, литофитов, напочвенных растений.

Известно, что ассимиляция углерода растениями может осуществляться несколькими альтернативными путями, причем поток захваченного углерода идет по этим направлениям в зависимости от констант скоростей биохимических реакций, из которых складывается каждый путь. Слежение за динамикой продуктов фотосинтеза при помощи меченого углерода в полевых условиях позволяет выявить уровни внешних факторов, переключающие фотосинтез на тот или иной альтернативный путь. Пригодность мхов для такого рода работы обусловлена способностью их фотосинтетического аппарата сохранять деятельность в широких пределах варьирования окружающей среды.

Полевые исследования дают широкие возможности для изучения естественных адаптивных процессов, позволяющих организму переносить неблагоприятные периоды. Наконец, полевые эксперименты — необходимый этап в изучении сложных фитоценозов, где «взаимоотношения между разными растениями... выступают могучим фактором регулирования фотосинтетической деятельности отдельных групп растений» (Мокроносов, 1967). Природная моховая дерновинка — сложное отрегулированное сообщество низших и высших растений, а также симбиотических микроорганизмов (Никитина, Кузнецова, Иванова, 1967; Basile, Slade, Cope, 1969). Она представляет, на наш взгляд, идеальный объект для таких исследований.

Такой вопрос, как взаимоотношения мхов с семенными растениями, может иметь практическое значение. Эти связи сложны и многообразны. Результатом деятельности мхов являются как нежелательные факты (заболачивание и подкисление почвы), так и положительные (накопление азота и гумуса на бедных почвах). Пропитываясь водой, обогащенной фотосинтетически выделяемым кислородом, сфагновые куртинки способствуют всходам деревьев (Веретенников, 1961). Есть, впрочем, прямо противоположные данные (Елагин, 1968). Мхи, по-видимому, играют важную роль в сохранении почек возобновления многих семенных растений в зимних условиях (Савич-Любичкая, 1956).

На специально отведенных участках в ботанических садах можно в течение многих лет изучать динамику заселения мохообразными обнаженных почв, изучать морфологические и физиологические особенности, которые позволяют им осуществлять этот важнейший процесс.

Исследование фотосинтеза в полевых условиях должно сопровождаться лабораторным экспериментом с целью сравнения и уточнения полученных данных. Известно, что одинаковые природные ценозы некоторых мхов возникают из генетически разных спор. У *Desmatodon randii* (Лазаренко, 1963) и *Dicranella heteromalla* (Пашук, 1963) споры даже из одной гомозиготной коробочки гетерогенны ввиду многочисленных нарушений в мейозе археспориальных клеток. Поэтому испытатель, работая в поле, имеет дело с генотипически разнородным материалом. Это затрудняет сравнение результатов, полученных для пространственно разделенных популяций, несмотря на сходство их условий обитания. Полевой эксперимент усложняется также различием соотношения в сравниваемых популяциях разновозрастных особей, часто резко отличающихся по биохимической направленности фотосинтеза. Эти затруднения могут быть устранены при выращивании односпоровых культур мхов в лабораторных условиях. Обладая высокой степенью изогенности, такие культуры позволят проследить ширину нормы реакции данного генотипа на условия внешней среды. Сравнение фенотипических признаков многих односпоровых культур, выращенных в одинаковых условиях, покажет значение геномных мутаций для жизнестойкости организма. В первую очередь должны фиксироваться изменения в структуре и функции фотосинтетического аппарата. Влияние неучитываемых в поле факторов, которые могут искажать истинную картину процесса, значительно уменьшается в лабораторных условиях возможностью создания строго контролируемых внешних условий. И, наконец, привилегией лаборатории следует признать наблюдения над апомиксисом.

В природных условиях поиски апомиктических мхов крайне сложны. При искусственном культивировании они получаются сравнительно легко (особенно апоспорические). Уже одно наблюдение за возникающими при апомиксисе морфологическими странностями позволило А. С. Лазаренко (1961) выдвинуть интересную гипотезу об эволюционном происхождении мохообразных и возникновении чередования поколений. Всем предполагаемым этапам филогенетического развития мхов были получены, благодаря апомиктическим мутациям, морфологические аналоги, существовавшие на одной протонеме. Если гипотеза справедлива, то не исключено, что мутация, вызвавшая возврат морфологического строения мха к далеким предковым формам, может обусловить в какой-то мере и проявление присущих предкам физиологических особенностей. Систематические наблюдения за характерными чертами физиологии апомиктических мхов в сопоставлении с кариологическими и генетическими данными дадут богатейший материал для выяснения взаимосвязи структур и функций фотосинтетического аппарата, для познания сущности морфологического чередования поколений, смысл которого не ясен и которое обусловлено, вероятно, не столько генетически, сколько физиологически.

Комплексное изучение фотосинтеза моховидных должно проводиться по следующему плану.

Полевые исследования.

Анализ фотосинтетической активности в типичных экологических условиях в процессе онтогенеза и нормальной смены времен года. Особое внимание следует обращать на перестройки фотосинтетической деятельности в периоды, переходные от благоприятных к неблагоприятным и наоборот.

Лабораторные исследования.

1. Изучение онтогенетического и сезонного ритмов в постоянных условиях.

2. Влияние физических факторов на фотосинтез. При этих исследованиях растения необходимо разбивать на группы по их способности переносить высушивание, которая, видимо, обусловлена генетически и в значительной мере определяет устойчивость к другим воздействиям.

3. Действие на фотосинтез состава питательной среды. Особое внимание необходимо обратить на возможность использования мхами органических веществ и связанные с этим изменения структуры и функции фотосинтетического аппарата.

4. Исследование фотосинтетических характеристик мхов при действиях на них мутагенных факторов и регуляторов роста.

5. Исследование фотосинтетических характеристик у апомиктических особей.

По каждому пункту программы должен быть получен комплекс следующих показателей:

1. Световые и температурные кривые.

2. Тесты по определению наиболее активно функционирующих карбоксилаз.

3. Потенциальный фотосинтез (при 1% CO_2).

4. Динамика продуктов фотосинтеза по перемещению C^{14} .

5. Изменения пигментного состава.

6. Характер перемещения хлоропластов, изменение их структуры и формы. Очень ценными для этих целей оказались бы электронно-микроскопические снимки.

Комплексному исследованию фотосинтеза по данной программе должны быть подвергнуты представители различных таксономических групп, члены полиплоидных рядов (для листостебельных мхов), а также разнополые особи (для двудомных видов). Особое внимание необходимо уделить изучению мхов с неясным положением в систематике или с оригинальными приспособлениями для фотосинтеза. Примерами могут служить антоцеротовые, сочетающие примитивный таллом со способным к самостоятельному фотосинтезу спорофитом, и так называемый «светящийся мох» — *Schistostega pennata*, имеющий протоплазму в форме хрусталика, фокусирующего рассеянный свет на лежащих в глубине хлоропластах (Улычна, 1953).

Специфические особенности имеют вопросы эволюции и видо-

образования мхов. В отличие от других высших растений, мхи имеют огромные видовые ареалы и, несмотря на большую экологическую изменчивость, не обладают наследственно закрепленной географической изменчивостью, т. е. у мхов нет географических рас (подвидов) (Лазаренко, 1973). Но может оказаться, что мхи обладают географической изменчивостью на физиологическом, фотосинтетическом уровне. Для выяснения этого необходимо изучение специфики фотосинтеза одновидовых популяций, расположенных от Арктики до тропиков.

К сожалению, уральские исследователи ограничиваются в основном сборами и описанием мхов.

В заключение можно сказать, что изучение в широком плане физиологии мхов внесет большой вклад в развитие их систематики, экологии, фенологии и географии, а также поможет осветить некоторые вопросы эволюции мхов, а следовательно, и всего растительного мира.

ЛИТЕРАТУРА

Антропова Т. А., 1971. Температурная адаптация клеток мха *Mnium affine* Bland ex Funk.— «Ботан. ж.», 56, № 11, 1681—1689.

Библь Р., 1965. Цитологические основы экологии растений, 72. М.

Веретенников А. В., 1961. К значению фотосинтеза временно затопляемых растений кукушкина льна и сфагнома в лесу и на вырубке.— «ДАН», 138, № 6, 1467—1469.

Генкель П. А., Барская Е. И., 1960. О сезонных изменениях хлоропластов ели.— «Физиол. растений», 7, № 6, 645—653.

Гетманов Я. Я., Кузнецова Л. Г., 1954. К вопросу о биологии сфагновых мхов.— «Изв. АН СССР. Сер. биол.», № 5, 135—144.

Елагин И. Н., 1968. Фенология некоторых лесных мхов.— «Лесоведение», № 2, 68—73.

Ипатов В. С., Аверинцева С. Г., 1967. Об условиях произрастания сфагнов и зеленых мхов в заболоченных ельниках.— «Научн. докл. высш. школы. Биол. науки», № 3, 67—69.

Ладыженская К. И., Жукова А. Л., 1971. Эколого-морфологические особенности печеночных мхов в условиях высокоширотной Арктики.— «Экология», № 3, 26—30.

Лазаренко А. С., 1961. Вопросы генезиса чередования поколений у моховидных.— «Ж. общ. биологии», 22, № 5, 372—382.

Лазаренко А. С., 1963. Динамика количественной изменчивости спорифита *Desmatodon gandii* (Kenn) Lazar в естественной популяции и в односпоровых культурах.— «Бюлл. МОИП, отд. биол.», 68, № 6, 133—148.

Лазаренко А. С., 1973. Актуальные вопросы структуры вида у мхов.— «Тезисы докл. V делегат. съезда ВБО», 170—173. Киев.

Мокроносов А. Т., 1967. Регуляция фотосинтеза.— «Учен. зап. Уральск. ун-та. Сер. биол.», 58, № 1, 3—16.

Никитина З. И., Кузнецова О. С., Иванова А. Я., 1967. Определение компонентов, увеличивающих биологическую активность низинного торфа, по ферментативным реакциям.— «Науч. докл. высш. школы. Биол. науки», № 3, 111—118.

Пашук Х. Т., 1963. Хромосомные aberrации и стерильность спор у *Dicranella heteromalla*.— «Цитология», 5, № 6, 646—648.

Пустовойтова Т. Н., 1970. Действие обезвоживания на изменение

природных ростовых веществ в тканях листостебельного мха *Neckera crispa* L.— «Физиол. растений», 17, № 3, 575—579.

Савич-Любickaя Л. И., 1956. О жизнедеятельности мхов под снежным покровом.— «Ботан. ж.», 41, № 1, 85—89.

Самыгин Г. А., 1955. Последствие отрицательных температур на фотосинтез.— «Физиол. растений», 2, № 3, 235—238.

Табенцкий Д. А., 1952. О состоянии пластид у вечнозеленых растений в зимний период.— «Ботан. ж.», 37, № 4, 531.

Улычна К. О., 1954. Светящийся мох в Карпатах.— «Природа», № 6, 118—119.

Atanasiu L., 1971. Photosynthesis and respiration of three mosses at winter low temperatures.— «Bryologist», 74, N 1, 23—27.

Basile D. V., Slade L. L., Corpe W. A., 1969. An association between a bacterium and a liverwort, *Scapania nemorosa*.— «Bull. Torrey. Bot. Club», 96, N 6, 711.

Clausen E., 1964. The tolerance of hepatics to dessication and temperature.— «The Bryologist», 67, N 4, 411—417.

Györfly I., 1952. Muscorum autogenea calor producta (Autogene Wärmebildung der Moose).— «Rev. Bryol et Lichenol.», N. S., 21, 1—2.

Lange O. L., 1955. Untersuchungen über die Hitzeresistenz der Moose in Beziehung zu ihrer Verbreitung. I. Die Resistenz stark ausgetrockneter Moose.— «Flora», 142, N 5, 381—399.

Monroe I. H., 1965. Effect of temperature on the laying of *Funaria*'s sex organs.— «The Bryologist», 68, N 3, 42—46.

O Toole M. A., Synnot D. M., 1971. The bryophyt succession on blanket peat following calcium carbonate, nitrogen, phosphorus and potassium fertilizers.— «J. Ecol.», 59, N 1, 121—126.

Rastorfer I. R., Higinbotham N., 1968. Rates of photosynthesis and respiration of the moss *Brium sandbergii* as influenced by light intensity and temperature.— «Amer. J. Bot.», 55, N 10, 1225—1229.

Tixier P., 1971. Biogeographie: ecologie on paleogeographie? Le cas des bryophytes.— «C. r. Soc. biogeogr.», 4, N 404—406, 205—212.

Touffet J., 1970. Etude experimentale de l'influence de la nature des ions du milieu sur le developpement des sphaignes.— «C. r. Acad. Sci.», 270, N 23, 2806.

Volk O. H., 1931. Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der Oberrheinischen Tiefebene.— «Zeit. Bot.», N 24, 81—185.